

## INFLUENCIA DEL TIPO DE SUELO SOBRE LAS PAUTAS DE COLONIZACION Y EFICIENCIA EN LA SIMBIOSIS MICORRICICA DE SEIS ESPECIES DE *GLOMUS*

G. DIAZ\*, A. ROLDAN\*\* y J. ALBALADEJO\*\*

\* Depto. Biología Vegetal, Facultad de Biología, Univ. Murcia.  
30071 Murcia, España.

\*\* Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura-CSIC.  
Apdo. 4195, Murcia, España.

**RESUMEN** - Se ha tratado de determinar la efectividad de la simbiosis micorrizica entre *Anthyllis cytisoides* L. y 6 especies de *Glomus*, en 3 tipos de suelo (Torripsamment xérico (A), Torriorthent xérico (B) y Haploxeroll lítico (C)). La respuesta inducida por los endófitos difiere según el tipo de suelo, especialmente en los niveles de colonización radical y de crecimiento. En el suelo A los hongos más efectivos fueron *Glomus etunicatum*, *G. mosseae* y *Glomus* sp., aislados de este suelo. *G. fasciculatum* y *G. macrocarpum* fueron más eficaces en el suelo C. *G. epigaeum* incrementó el crecimiento en los suelos B y C, pero no en A. La absorción de P por la planta parece estar en función del hongo ensayado y es independiente del contenido en este nutriente del suelo.

**ABSTRACT** - An experiment to determine the effectiveness of mycorrhizal symbiosis between *Anthyllis cytisoides* L. and six *Glomus* species was carried out in three soil types (Torripsamment (A), Xeric Torriorthent (B) and Litic Haploxeroll (C)). In soil A, the autochthonous fungi (*Glomus etunicatum*, *G. mosseae* and *Glomus* sp.) were the most effective in growth improvement. *G. fasciculatum* and *G. macrocarpum* were more efficient in soil C. *G. epigaeum* increased growth only in soils B and C. P uptake appears to be related with the assayed endophyte and independent from P content in the soil.

**KEY WORDS** : *Glomus*, *Anthyllis cytisoides*, soil type, VA mycorrhizas.

### INTRODUCCION

En zonas áridas y semiáridas, la fragilidad inherente a sus ecosistemas junto con la progresiva degradación y explotación antrópica han provocado que gran parte de estos territorios, entre los que se incluyen amplias zonas del Sureste de España, sufran graves fenómenos de erosión y desertificación. La pérdida de la cobertura vegetal lleva parejo una disminución de los niveles de materia orgánica y nutrientes (fósforo y nitrógeno), lo cual dificulta extraordinariamente el establecimiento de nuevas especies vasculares.

La utilización de micorrizas en prácticas de revegetación es un tema de gran interés (Trappe, 1981; Williams & Allen, 1985). La simbiosis mutualista formada por el hongo endófito y las raíces de la planta revierte en un incremento de la captación de nutrientes, fundamentalmente fósforo (Harley & Smith,

1983; Jeffries, 1987), en una tolerancia a las condiciones de sequía (Nelsen & Safir, 1981, Ibrahim *et al.*, 1990) y en una mayor resistencia frente al ataque de patógenos (Dehne, 1982). Varios trabajos muestran la efectividad de la inoculación de plantas con endomicorizas vesículo-arbusculares (MVA) en zonas semiáridas (Roskoski *et al.*, 1982; Barca *et al.*, 1990). Entre las diferentes especies vasculares susceptibles de ser utilizadas en acciones de revegetación adquieren especial relevancia las leguminosas, debido a su facultad de formar simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno (Aziz & Habbie, 1990). La selección de hongos MVA adecuados es un tema de capital importancia (Abbott & Robson, 1982), ya que no siempre los endófitos naturales son los más adecuados para establecer una simbiosis efectiva (Barea, 1990). Por otra parte, la capacidad de un hongo MVA para favorecer el crecimiento en simbiosis puede depender de las características del suelo (Hayman & Tavares, 1985).

Este trabajo tiene el propósito de evaluar la influencia del tipo de suelo sobre la efectividad de la simbiosis micorrizica entre *Anthyllis cytisoides* L. (Fabaceae) y seis especies de *Glomus* endófitos.

## MATERIAL Y METODOS

Como planta objeto de la experiencia se ha escogido *Anthyllis cytisoides* L., una leguminosa arbustiva ampliamente extendida en el Sureste español y zonas próximas del Mediterráneo Occidental. Esta especie crece naturalmente en zonas cercanas a la costa con precipitaciones que oscilan desde 200 a 650 mm anuales y sobre todo tipo de suelos, ya que está considerada como indiferente edáfica. Las semillas se recolectaron en junio de 1989 en la Sierra de Carrascoy (Murcia), y fueron almacenadas a 4°C hasta su uso. Inmediatamente antes de su siembra fueron sometidas a un proceso mecánico mediante el cual quedaron desprovistas de todas las cubiertas protectoras.

Se utilizaron seis especies de hongos micorrizicos:

*Glomus fasciculatum* (Thaxter sensu Gerd.) Gerd. & Trappe, procedente de la Estación Experimental del Zaidín, Granada.

*G. epigaeum* Daniels & Trappe, procedente de la estación Experimental de Rothamsted, Reino Unido.

*G. macrocarpum* Tul. & Tul., procedente del Instituto de Investigaciones Agrobiológicas de Galicia, Santiago de Compostela.

*G. mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe; *G. etunicatum* Becker & Gerd. y *Glomus* sp. fueron aislados de la rizosfera de *Medicago sativa* L. que crecía en la Bahía de Portman, La Unión (Murcia).

Estas seis especies de endófitos se cultivaron en macetas con *Medicago sativa* durante al menos 12 meses en condiciones de invernadero. Como inóculo en la experiencia se utilizó en sustrato conteniendo esporas, micelio y fragmentos de raíz infectados. El inóculo se almacenó en bolsas de polietileno a una temperatura de 4°C.

Se seleccionaron tres suelos bien diferenciados en cuanto a las características físico químicas (Tabla 1) y al material original (suelo A: arenas de dadas mezcladas con estériles de explotaciones mineras; suelo B: margas del Triásico; suelo C: rocas calizas). Todos ellos proceden de localidades de la provincia de Murcia con ombroclima semiárido (300 mm precipitación media anual) y seriamente afectadas por problemas de desertificación como consecuencia de la degradación química y salinización (suelo A) y degradación biológica y erosión (suelos B y C).

	K asim. (meq/100g)	Na total (meq/100g)	P asim. (ppm)	C orgán. (%)	N ■■■■ (%)	Textura	Clasificación*	Procedencia
SUELO A	0,61	14,1	■	0,31	0,047	franco-arenosa	Tornissemment	Portman
SUELO B	0,47	0,13	6	0,61	0,034	arcillo-limosa	Tornement ■■■■	Abanilla
SUELO C	0,54	0,11	16	3,89	0,068	franco-limosa	Haploxero ■■■■ lítico	Santomera

\* Según Soil Survey Staff (1975)

\* According to Soil Survey Staff (1975)

Tabla 1: Características y procedencia de los suelos.

Table 1: Soil characteristics and location.

Como sustrato para el experimento se utilizó una mezcla en proporción 2:1 de cada tipo de suelo con arena (2mm diam.) con el fin de evitar una compactación excesiva. Esta mezcla se esterilizó ■ 100°C sin presión adicional durante 1h en tres días consecutivos, para eliminar los hongos nativos. Con posterioridad se dispuso el sustrato estéril en recipientes con 350ml de capacidad. Para incorporar la microflora original de cada suelo se adicionaron filtrados extensos de propágulos micorrícicos y un cultivo puro de *Rhizobium* GRH17 (Estación Experimental de Zaidín, Granada).

Fueron establecidas cinco réplicas para cada uno de los hongos inoculados (incluido el control) en cada tipo de suelo (105 réplicas en total) y se dispusieron en una cámara de crecimiento con un fotoperiodo de 16 horas y temperaturas diurnas y nocturnas de 25°C y 20°C respectivamente. La humedad relativa se mantuvo en un 57% y la intensidad luminica se fijó en un flujo de fotones de 420  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

El inóculo micorrícico se adicionó incorporando ocho gramos del mismo ■ una profundidad de 4cm en cada recipiente, que fueron convenientemente mezclados con el sustrato. Se plantaron un mínimo de 7 semillas en cada recipiente, las plántulas se clarearon inmediatamente después de la germinación y se conservaron dos por recipiente.

El periodo de crecimiento de las plantas fue de 14 semanas, transcurridas las cuales fueron recolectadas. Se cuantificaron los pesos fresco y seco (80°C durante 16 horas) de parte aérea y radical. Porciones de sistema radical fueron utilizadas para determinar los porcentajes de infección según el método de unión de Phillips & Hayman (1970) y el de cuantificación de Giovannetti & Mosse (1980).

El contenido en fósforo se midió colorimétricamente con reactivo verde malaquita (Fernandez *et al.*, 1985) tras la digestión de las muestras con nítrico perclórico 5:3.

El tratamiento estadístico de los datos se llevó a cabo utilizando análisis de la varianza y las diferencias significativas se establecieron con el test de Duncan (Duncan, 1955).

## RESULTADOS Y DISCUSION

### Repuesta ■ la inoculación en cada tipo de suelo

Los resultados de la experiencia de inoculación en el suelo A (Tabla 2) muestran que todos los hongos endófitos ensayados aumentan la altura de las plántulas de modo significativo. Los hongos que producen un mayor incremento positivo tanto en altura como en peso seco de la parte aérea son *Glomus mosseae*, *G. etunicatum* y, en menor medida, *Glomus* sp.; todos ellos aislados en este mismo suelo, donde se encuentran de forma natural. Los menos efectivos, por el contrario, son *G. epigaeum* y *G. macrocarpum*, ambos procedentes de suelos con características muy diferentes a las del suelo A tanto en composición como en condiciones ambientales.

Con relación al incremento de la parte radical, *G. fasciculatum* y *G. etunicatum* se han revelado como los endófitos con mayor capacidad de aumentar esta parte de la planta. En cambio, y al igual que ocurre con la parte aérea, *G. epigaeum* y *G. macrocarpum* manifiestan una escasa o nula efectividad.

Los niveles de fósforo absorbidos por la planta son siempre mayores en las plantas micorrizadas. Los hongos que provocan un mayor incremento en la absorción de P en el suelo A son *G. mosseae*, *G. etunicatum* y *Glomus* sp.

En el suelo B (Tabla 3) todos los hongos ensayados produjeron incrementos en altura de las plantas con significación estadística ( $p < 0.05$ ) respecto al control. Del mismo modo en todas las plantas micorrizadas se observaron diferencias significativas en el peso de la parte aérea con respecto a las no micorrizadas.

Hongo inoculado	Altura (mm)	Parte aérea Peso fresco (mg/planta)	Parte aérea Peso seco (mg/planta)	Raíz Peso fresco (mg/planta)	Raíz Peso seco (mg/planta)	Infección radical (%)
CONTROL	27 a	54.2 a	7.8 a	20.6 a	3.0 a	0
<i>Glomus fasciculatum</i>	101 cd	793.3 bc	80.2 bc	105.8 abc	45.5 c	77
<i>G. epigaeum</i>	58 ab	200.0 a	19.3 a	53.3 ab	3.6 a	62
<i>G. macrocarpum</i>	76 bc	404.2 ab	39.6 ab	70.8 abc	15.2 ab	70
<i>G. mosseae</i>	92 bcd	960.5 ■	116.7 c	182.5 bcd	27.5 bc	30
<i>G. etunicatum</i>	116 d	1063.7 c	130.3 c	296.6 ■	41.3 c	48
<i>Glomus</i> sp.	93 bcd	822.1 c	88.2 bc	218.7 cd	24.2 bc	38

Valores medios ■ cinco repeticiones. Los datos seguidos ■ la misma letra no difieren significativamente para  $P < 0.05$  según ■ test de Duncan.

Values expressed ■ mean of five replicates. Data in ■ column followed by the same letter are not significantly different ( $P < 0.05$ ) as determined by Duncan's test.

Tabla 2: Respuesta de la inoculación de *Anthyllis cytisoides* en el suelo A (Torripsamment).

Table 2: Response to inoculation of *Anthyllis cytisoides* in soil A (Torripsamment).

Hongo inoculado	Altura (mm)	Parte aérea Peso fresco (mg/planta)	Parte aérea Peso seco (mg/planta)	Raíz Peso fresco (mg/planta)	Raíz Peso seco (mg/planta)	Infección radical (%)
CONTROL	38 a	133.2 a	26.6 a	120.4 a	14.5 ■	0
<i>Glomus fasciculatum</i>	75 c	567.9 bc	57.2 ■■■	214.8 ab	18.8 c	52
<i>G. epigaeum</i>	56 b	436.6 ■	50.8 bc	169.2 a	13.2 a	46
<i>G. macrocarpum</i>	74 c	601.5 c	68.2 d	355.6 ■	20.6 c	41
<i>G. mosseae</i>	61 bc	578.2 bc	62.2 cd	206.5 ab	18.5 bc	49
<i>G. etunicatum</i>	68 bc	597.3 c	46.2 b	226.5 ab	19.5 c	36
<i>Glomus sp.</i>	73 c	745.6 d	84.6 e	245.2 ab	25.6 d	40

Valores medios ■■ cinco repeticiones. Los datos seguidos de la misma letra no difieren significativamente para  $P < 0.05$  según el test de Duncan.

Values expressed as mean of five replicates. Data in columns followed by the same letter are not significantly different ( $P < 0.05$ ) as determined by Duncan's test.

Table 3: Respuesta de la inoculación de *Anthyllis cylisoides* en el suelo B (Torriorthent xérico).

Table 3: Response to inoculation of *Anthyllis cylisoides* in soil B (xeric Torriorthent).

En el suelo ■ los hongos más efectivos son *Glomus sp.* y *G. macrocarpum*; pero incluso el menos efectivo, *G. etunicatum*, produjo diferencias en peso seco del 76% con respecto al control.

Todos los tratamientos incrementaron positivamente los sistemas radicales con la única excepción de *G. epigaeum* en que, incluso, se observa un ligero descenso en el peso seco de la raíz. Al igual que ocurre para la parte aérea, el endófito que manifiesta una mayor respuesta es *Glomus sp.*

Los hongos más efectivos en la absorción de P son *G. fasciculatum* y *Glomus sp.* *G. epigaeum* es el endófito con menor capacidad de incrementar la absorción de P en el suelo B.

Los datos correspondientes al desarrollo de la experiencia en el suelo C se presentan en la Tabla 4. Todos los hongos inoculados han producido incrementos positivos significativos en altura, peso fresco y seco de la parte aérea y peso seco de la raíz. En este suelo el hongo más efectivo es *G. fasciculatum* que, a su vez, resultó ser el endófito con mayor capacidad infectiva (72%). La menor capacidad infectiva de *G. epigaeum* y *G. etunicatum* se corresponde en este suelo con la menor efectividad.

Los mayores incrementos en la absorción de P se encontraron con *G. mosseae*, *G. fasciculatum* y *Glomus sp.*

### Niveles de infectividad

Los porcentajes de infección de los sistemas radicales se pueden considerar como moderados y usuales en este tipo de estudios (Lioi & Giovannetti, 1987; Sylvia & Burks, 1988). En general, los máximos valores de infectividad se alcanzan en el suelo C. En los tres tipos de suelo ensayados *Glomus fasciculatum* resultó ser el más infectivo, aunque esta capacidad de producir mayor infección no se vió reflejada de modo generalizado en una mayor efecti-

Hongo inoculado	Altura (mm)	Parte aérea Peso fresco (mg/planta)	Parte aérea Peso seco (mg/planta)	Raíz Peso fresco (mg/planta)	Raíz Peso seco (mg/planta)	Infección radical (%)
CONTROL	40 a	121.4 a	26.2 a	38.6 a	9.4 a	0
<i>Glomus fasciculatum</i>	145 f	1546.4 cd	153.5 ■	561.4 c	39.2 c	72
<i>G. epigaeum</i>	81 bc	944.2 bc	73.6 b	390.5 abc	32.6 c	49
<i>G. macrocarpum</i>	113 de	1477.8 cd	107.4 a	418.7 bc	28.4 bc	80
<i>G. mosseae</i>	129 ef	1603.8 cd	117.6 d	604.2 ■	28.4 bc	55
<i>G. etunicatum</i>	73 b	696.2 ab	96.8 bc	159.6 ab	19.6 b	47
<i>Glomus sp.</i>	99 ■	1695.4 d	102.8 cd	396.4 abc	33.4 ■	67

Valores medios de cinco repeticiones. Los datos seguidos de la misma letra ni difieren significativamente para  $P < 0.05$  según ■ test de Duncan.

Values expressed as mean of five replicates. Data in a column followed by the same letter are not significantly different ( $P < 0.05$ ) as determined by Duncan's test.

Tabla 4: Respuesta de la inoculación de *Anthyllis cytisoides* en el suelo C (Haploxeroll lítico)

Table 4: Response to inoculation of *Anthyllis cytisoides* in soil C (littic Haploxeroll).

vidad ya que este hongo sólo resultó el más efectivo en incrementar el peso seco en el suelo C y el que produjo la mayor absorción de P en el suelo B.

Cabe destacar es que en el suelo A los hongos con menor capacidad infectiva fueron aquellos que mostraron una mayor capacidad para aumentar el crecimiento y la absorción de P por las plantas. Este comportamiento es general para los tres endófitos aislados en el suelo A. El hecho de que los hongos autóctonos en este suelo consigan la mayor efectividad con los menores porcentajes de infección puede ser un indicio de adaptación ecológica. En condiciones naturales el suelo A recibe escasos aportes hídricos y los niveles de nutrientes son muy bajos; en esta situación parece razonable que se seleccionen hongos endófitos que no supongan un excesivo coste energético para la planta. En suelos más ricos, o con condiciones favorables para el crecimiento de la planta, el gasto energético de trasvase de compuestos hidrocarbonados al hongo puede no ser tan decisivo y limitante para seleccionar binomios hongo/planta viables.

#### Respuesta de los endófitos según el tipo de suelo

La respuesta inducida por los hongos endófitos difiere según el tipo de suelo (Fig. 1). *G. fasciculatum* produce un notable aumento en el crecimiento de la planta en el suelo C (casi tres veces más que en el suelo B). Un caso similar es el de *G. macrocarpum*. *G. epigaeum* muestra una buena efectividad en B y C pero su efecto no difiere significativamente del control en el suelo A. *G. mosseae* y *G. etunicatum* desarrollan una mayor efectividad en el suelo A (donde son autóctonos) y en el C, pero su capacidad para aumentar el crecimiento de la planta en el suelo B es bastante escasa. La única especie de endófito que no presenta grandes diferencias en cuanto a efectividad en los tres suelos ensayados es *Glomus sp.* Se puede inferir, por tanto, que la eficacia de un hongo micorrízico endófito está muy condicionada por el tipo de suelo y sólo algunas especies como *Glomus sp.* con gran valencia ecológica se pueden considerar como indiferentes edáficas.

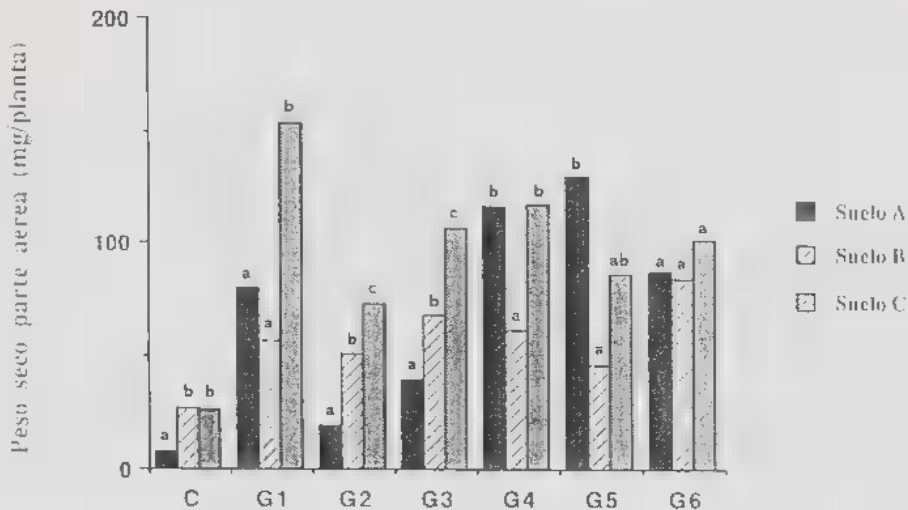


Fig. 1. - Peso seco de la parte aérea de *Anthyllis cytisoides* en los tres suelos ensayados para cada hongo micorrizico: C, control. G1, *G. fasciculatum*. G2, *G. epigaeum*. G3, *G. macrocarpum*. G4, *G. mosseae*. G5, *G. etunicatum*. G6, *Glomus* sp. Los valores representados en las columnas con la misma letra no difieren significativamente ( $p < 0.05$ ) según el test de Duncan.

Fig. 1 - Shoot dry weights of *Anthyllis cytisoides* in the three soil types, inoculated with: C, control. G1, *G. fasciculatum*. G2, *G. epigaeum*. G3, *G. macrocarpum*. G4, *G. mosseae*. G5, *G. etunicatum*. G6, *Glomus* sp. Values in a column with the same letter do not differ significantly ( $p < 0.05$ ) as determined by Duncan's test.

### Asimilación de fósforo

Aunque el contenido en P asimilable es marcadamente diferente en los tres suelos, este hecho parece no influir en la absorción de P en los controles, pues todos ellos presentaron concentraciones de este elemento en torno a las 450 ppm (Fig. 2). Cabría esperar que en el suelo C con mayor contenido en P los controles asimilaran este nutriente en mayor proporción. Sin embargo, *Anthyllis cytisoides* se ha revelado como una especie muy dependiente de la micorrización. En ausencia de hongo simbiote no sólo el desarrollo de la planta está seriamente limitado, sino también la absorción de nutrientes, aunque esta última premisa sólo se ha comprobado en el caso del fósforo.

Del mismo modo, las diferencias de P en el sustrato no parecen tampoco influir en las pautas de captación en los distintos suelos. No se aprecia como cabría esperar un mayor contenido en P en las plantas desarrolladas en el suelo C. En cambio, la absorción de este nutriente por parte de la planta parece estar en función del hongo ensayado. Sólo se han registrado diferencias para un mismo hongo en distintos suelos en el caso de *G. fasciculatum* y *G. mosseae*.

### CONCLUSION

De los resultados obtenidos se pone de manifiesto que las características del sustrato pueden influir decisivamente en el comportamiento de diferentes

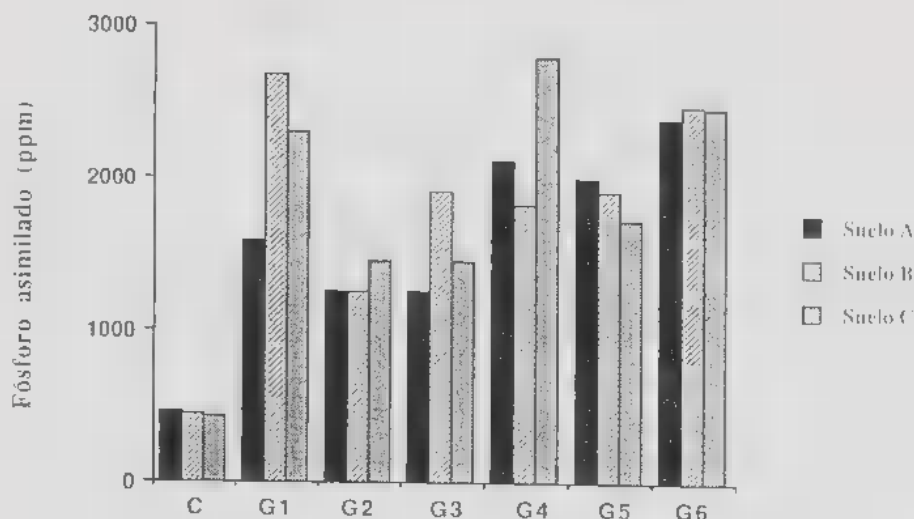


Fig. 2. - Fósforo asimilado por la parte aérea de *A. cytoides* en los tres suelos ensayados para cada hongo micorrízico; C, control. G1, *G. fasciculatum*. G2, *G. epigaeum*. G3, *G. macrocarpum*. G4, *G. mosseae*. G5, *G. etunicatum*. G6, *Glomus* sp.

Fig. 2. - P. assimilated in shoot tissues of *A. cytoides* in the three soil types, inoculated with: C, control, G1, *G. fasciculatum*. G2, *G. epigaeum*. G3, *G. macrocarpum*. G4, *G. mosseae*. G5, *G. etunicatum*. G6, *Glomus* sp.

endófitos VA, tanto en su capacidad de colonización de los sistemas radicales, como en su efectividad para incrementar el crecimiento y captación de P en la planta. Algunas características edáficas pueden influir, en condiciones naturales, en el comportamiento de los hongos en cuanto a producción de esporas y capacidad de infección. La producción de esporas se ha correlacionado positivamente con el contenido en materia orgánica (Nappi *et al.*, 1985) y nivel de humedad del suelo (Walker *et al.*, 1982) negativamente con la concentración de Na (Ho, 1987) y en forma variable con el pH (Seikh *et al.*, 1975; Ho, 1987). En cualquier caso no está claro cuál es el factor o factores determinantes, aunque parece más lógico que sea el conjunto de características diferenciales de un determinado suelo (Giovannetti, 1985). La imposibilidad de conseguir cultivos puros de hongos MVA impide en gran medida la realización de bioensayos conducentes a determinar factores intrínsecos de crecimiento y viabilidad para estos hongos.

Aunque no existe especificidad en la simbiosis hongo MVA-planta hospedante, puede haber una cierta compatibilidad para determinados binomios (Smith & Gianinazzi-Pearson, 1988). Esta compatibilidad puede además verse afectada por el tipo de sustrato, como se deduce el presente trabajo.

Parece evidente, con perspectivas a fines prácticos de aplicación en revegetación, la necesidad de llevar a cabo los ensayos de efectividad con hongos endomicorrízicos utilizando como sustrato experimental aquellos suelos posible objeto de recuperación.



## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte del Programa LUCDEME (Proyecto 88 JW 855 A).

## BIBLIOGRAFIA

- ABBOTT L.K. and ROBSON D., 1982 - The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. *Austral. J. Agric. Res.* 33: 389-408.
- AZIZ T. and HABTE M., 1990 - Enhancement of endomycorrhizal activity through nitrogen fertilization in cowpea grown in an oxisol subjected to simulated erosion. *Arid Soil Res. Rehab.* 4: 131-139.
- BAREA J.M., 1990 - Micorrizas vesículo arbusculares. In: CASADESUS J. y RUIZ-BERRAQUERO F., *Microbiología 1990*. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de Sevilla: 271-278.
- BAREA J.M., SALAMANCA C.P., HERRERA M.A. y ROLDAN-FAJARDO B.E., 1990 - La simbiosis microbio-planta en el establecimiento de una cubierta vegetal sobre suelos degradados. In: ALBALADEJO J., STOCKING M.A. y DIAZ E., *Soil degradation and rehabilitation in Mediterranean environmental conditions*. Murcia, CSIC: 139-158.
- DEHNE H.W., 1982 - Interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72: 1115-1119.
- DUNCAN D., 1955 - Multiple range and multiple F-test. *Biometrics* 11: 1-42.
- FERNANDEZ J.A., NIELL F.X. and LUCENA J., 1985 - A rapid and sensitive automated determination of phosphate in natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 30: 227-230.
- GIOVANNETTI M., 1985 - Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and endogonaceous spores in a maritime sand dune. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 84: 679-684.
- GIOVANNETTI M. and MOSSE B., 1980 - An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* 84: 489-500.
- HARLEY J.L. and SMITH S.H., 1983 - *Mycorrhizal Symbiosis*. London, Academic Press.
- HAYMAN D.S. and TAVARES S., 1985 - Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XV. Influence of soil pH on the symbiotic efficiency of different endophytes. *New Phytol.* 100: 367-377.
- HO L., 1987 - Vesicular-arbuscular mycorrhizae of halophytic grasses in the Alvord Desert of Oregon. *Northwest Sci.* 61: 148-151.
- IBRAHIM M.A., CAMPBELL W.F., RUPP L.A. and ALLEN E.B., 1990 - Effects of mycorrhizae on sorghum growth, photosynthesis, and stomatal conductance under drought conditions. *Arid Soil Res. Rehab.* 4: 99-107.
- JEFFRIES P., 1987 - Use of mycorrhizae in agriculture. *CRC Critical Reviews in Biotechnology* 5: 319-357.
- LIOT L. and GIOVANNETTI M., 1987 - Variable effectivity of three vesicular-arbuscular mycorrhizal endophytes in *Hedysarum coronarium* and *Medicago sativa*. *Biol. Fertil. Soils* 4: 193-197.
- NAPPI P., JODICE R., LUZZATI A. and CORINO L., 1985 - Grapevine root system and VA mycorrhizae in some soils of Piedmont (Italy). *Plant Soil* 85: 205-210.
- NELSEN C.E. and SAFIR G.R., 1981 - Increased drought resistance of mycorrhizal onion plants. *Phytopathology* 71: 896-897.

- PHILLIPS J.M. and HAYMAN D.S., 1970 - Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55: 159-161.
- ROSKOSKI J.P., MONTANO J., VAN KESSEL C. and CASTILLEJA G., 1982 - Nitrogen fixation by tropical woody legumes: potential source of soil enrichment. In: GRAHAM P.H. and HARRIS S.C., *Biological nitrogen fixation technology for tropical agriculture*. Cali, Centro Internacional de Agricultura Tropical: 447-454.
- SEIKH N.A., SAIF S.R. and KHAN A.G., 1975 - Ecology of *Endogone*. II Relationships of *Endogone* spore population with chemical soil factors. *Islamabad J. Sci.* 2: 6-9.
- SMITH S.E. and GIANINAZZI-PEARSON V., 1988 - Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annual Rev. Physiol., Pl. Mol. Biol.* 39: 221-244.
- SOIL SURVEY STAFF, 1975 - *Soil Taxonomy: a basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys*. Soil Conservation Service. USDA. Handbook n° 436.
- SYLVIA D.M. and BURKS J.N., 1988 - Selection of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus for practical inoculation of *Untola paniculata*. *Mycologia* 80: 565-568.
- TRAPPE J.M., 1981 - Mycorrhizae and productivity of arid and semiarid rangelands. In: *Advances in food producing systems for arid and semiarid lands*. New York, Academic Press.
- WALKER C., MIZE C.W. and McNABB H.S., 1982 - Populations of endogonaceous fungi at two locations in Central Iowa. *Canad. J. Bot.* 60: 2518-2529.
- WILLIAMS S.E. and ALLEN M.F., 1985 - VA mycorrhizae and reclamation of arid and semi-arid lands. In: MOLINA R., *6th North American Conference on Mycorrhizae*. Corvallis, Oregon, Forest Res. Lab.: 249.